©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Tuexenia 16: 65–71. Göttingen 1996

Untersuchungen zur Rhizommorphologie und Wachstumsstrategie von Geophyten des Göttinger Waldes

– Karsten Meyer, Frank H. Hellwig –

Zusammenfassung

Das Rhizomwachstum von sieben Pflanzenarten des Göttinger Waldes wurde untersucht. Dabei wurden Wachstumszeiten, Wuchsformen und phänologische Entwicklung festgestellt. Aus den Daten wurde auf die Wachstumsstrategien der Arten geschlossen und die oberirdische Entwicklung mit dem Rhizomwachstum verglichen. Es konnte festgestellt werden, daß das Rhizomwachstum kurz nach Beginn der Blattentfaltung einsetzt. Ab diesem Zeitpunkt liefert die Photosynthese der Blätter genügend Kohlenhydrate zum Aufbau neuer Rhizomabschnitte.

Bei den sieben untersuchten Arten konnten drei verschiedene Wachstumsstrategien festgestellt werden. Früh blühende Arten folgen der Dominanzstrategie, um Licht monopolisieren zu können. Arten fleckenhafter Habitate folgen der Explorationsstrategie, die flexibel auf veränderte Umweltbedingungen reagieren kann. Spät blühende Arten folgen der unspezialisierten pragmatischen Strategie.

Abstract: Investigations on rhizome-morphology and growth strategies of geophytes of the Göttingen Forest

The rhizome growth of seven plant species of the Göttingen Forest was investigated. The growth period, growth form and phenological development were determined. From that data-base, the growth strategies of the species were evaluated and the above-ground development was compared with the rhizome growth.

It was found that the rhizome growth began during the first stages of leaf expansion. From this point photosynthesis produces sufficient carbohydrates for the construction of new rhizome segments.

Three different growth strategies could be determined for the seven species investigated. Early-flowering species follow a dominance strategy to monopolize light. Species of patchy habitats follow an explorative strategy which could react flexibly to changing environmental conditions. Late-flowering species follow an unspecialized, pragmatic strategy.

Einleitung

Die ausgeprägte Wachstumsrhythmik von Pflanzen in saisonalen Klimaten führte schon früh zu einer Einteilung nach der Lage der Überdauerungsorgane. So stellte RAUNKIAER (1905) fünf Klassen auf, darunter die Kryptophyten mit unterirdischen Knospen. Eine Unterklasse der Krypto- oder Geophyten sind die Arten mit Rhizomen. Darunter versteht man unterirdische Sprosse im Dienste der Stoffspeicherung (TROLL 1937). Sie sind seit Mitte des 19. Jahrhunderts Gegenstand wissenschaftlichen Interesses. Beschreibungen der Morphologie (IRMISCH 1850, SCHUMANN 1893, RAUNKIAER 1895-1899, WARMING 1918, TROLL 1937), Untersuchungen über die Bodentiefe, in der sie wachsen (RIMBACH 1896, RAUNKIAER 1905), sowie Wachstumsexperimente (SCHROEDER 1921, SCHWARZ 1923) wurden veröffentlicht.

Wachstumsrhythmik läßt sich auch in Pflanzengemeinschaften beobachten: Bestimmte Arten blühen gleichzeitig, was eine Aufstellung symphänologischer Phasen erlaubt (DIERSCHKE 1982). Schon vorher wurde diese Beobachtung für klimatologische Untersuchungen verwendet (SCHNELLE 1955). Eine vergleichende Untersuchung der oberirdischen und unterirdischen Entwicklung, also des Ablaufs des Rhizomwachstums im Verhältnis zu den Phänophasen, fehlt bisher.

Seit ungefähr 20 Jahren werden Rhizome im Zusammenhang mit populationsbiologischen Arbeiten untersucht (BELL 1974, BELL & TOMLINSON 1980, COOK 1983, CAIN & COOK 1988, CARACO & KELLY 1991). So wurden Wachstumsmuster beschrieben (BELL & TOMLINSON 1980), die Ausbreitung und Konkurrenzkraft der Arten beeinflussen (FORD 1987). Zwei extreme Wuchsformen werden **Phalanx** und **Guerilla** genannt (LOVETT

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

DOUST 1981, LOVETT DOUST & LOVETT DOUST 1982). Durch ihre Wachstumsmuster sind die Phalanx-Arten besonders konkurrenzkräftig, während Guerilla-Arten opportunistisch wachsen und der Konkurrenz durch andere Arten ausweichen. Die vegetative Vermehrung durch Rhizome oder Ausläufer führt zu genetisch identischen Tochterpflanzen, die **Ramets** (HARPER 1977) genannt werden. Diese sind Individuen und können miteinander um Ressourcen konkurrieren, besonders wenn die Verbindungen zu den Mutterramets absterben. Sie sind dann physiologisch unabhängig. Besteht dagegen eine hohe physiologische Integration der Ramets, unterstützen sie einander mit Nährstoffen (PITELKA & ASHMUN 1985). Über die Integration kann auch eine intraklonale Konkurrenz der Ramets verhindert werden (PITELKA & ASHMUN 1985). STÖCKLIN (1992) stellte Wachstumsstrategien auf, die durch Wuchsform, physiologische Integration, maximale Wachstumsrate und durch die Plastizität der **Wachstumsmuster** definiert werden. Dies sind die Konservative Strategie, die Dominanzstrategie, die Pragmatische Strategie, die Expansions-Strategie und die Explorations-Strategie (Tab. 1). Sie sind an bestimmte Umweltbedingungen angepaßt (STÖCKLIN 1992), wo ihre Befolgung Konkurrenzvorteile gegenüber anderen Pflanzenarten bietet.

Für diese Arbeit wurde das Rhizomwachstum verschiedener Pflanzenarten untersucht. Dabei sollten zwei Fragestellungen beantwortet werden: Gibt es (1.) einen Zusammenhang von Rhizomwachstum und phänologischer Entwicklung; und (2.), welche Wachstumsstrategien verfolgen die untersuchten Arten?

Tabelle 1: Übersicht über die Wachstumsstrategien von STÖCKLIN (1992). Die fünf Strategien werden durch vier Parameter definiert: Wuchsform des Klons, Integration der Ramets, Produktivität des Klons und Plastizität der Wuchsform. Strategiebestimmende Parameter sind kursiv hervorgehoben.

Wachstums-strategie	**Wuchsform**	**Integration**	**Produktivität**	**Plastizität**
Konservative Stratgie	Phalanx	stark	*gering*	klein
Dominanz-Strategie	*Phalanx*	stark	*hoch*	klein
Pragmatische Strategie	*Zwischen-formen*	lokal	variabel	klein
Expansions-Strategie	*Guerilla*	gering	variabel	klein
Explorations-Strategie	Guerilla	gering	variabel	*groß*

Material und Methoden

Untersuchungsgebiet war der Göttinger Wald östlich von Göttingen. Das Gebiet gehört zur Schichtstufenlandschaft des Leine-Weser-Berglands und liegt im Übergangsbereich vom atlantisch zum kontinental geprägten Klima.Der Göttinger Wald steht auf einer triassischen Muschelkalkscholle (NAGEL & WUNDERLICH 1976); die Böden sind meist flachgründige Rendzinen mit lokalen Lößüberdeckungen, in kleinräumigem Wechsel auch fossile Terrae fuscae über Kalkklüften (BENECKE et al. 1981). In Tälern sind tiefgründige Kolluvialböden zu finden. Das Gebiet ist überwiegend mit naturnahem Buchenwald kolliner bis submontaner Prägung bestanden, der einen hohen Anteil an Edellaubhölzern aufweist (DEPPE & TROE 1956).

Es wurden zwei verschiedene Flächen ausgewählt, da in keinem Gebiet alle ausgewählten Arten gemeinsam vorkommen. Anhand einer Liste der häufigsten Pflanzenarten (DIERSCHKE 1983), die für jede Art die Phänologische Phase ihrer Hauptblütezeit, die Ausdauer der oberirdischen Organe (frühlings-, vorsommer-, sommergrün) sowie den Zeitpunkt der Blütenbildung (vor, während, nach der Blattentwicklung) nennt, wurden Gruppen sich phänologisch gleich verhaltender Arten gebildet. Durch die Untersuchung sich oberirdisch gleich verhaltender Pflanzenarten sollte festgestellt werden, ob dieses Verhalten auch im unterirdischen Wachstum widergespiegelt wird.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Es wurden folgende sechs Arten ausgewählt: *Anemone nemorosa* L., *Mercurialis perennis* L., *Dentaria bulbifera* L., *Paris quadrifolia* L., *Polygonatum verticillatum* (L.) ALL. und *Aegopodium podagraria* L. *Anemone* und *Mercurialis* sowie *Dentaria* und *Paris* bilden Gruppen (fast) gleichen Verhaltens, während die anderen beiden Arten verschiedenen Phänophasen angehören, sich sonst aber gleich verhalten (Tab. 2).

Tabelle 2: Übersicht über die untersuchten Pflanzenarten. Phänophase, Blattausdauer und Blüh-Zeitpunkt nach DIERSCHKE (1983).

Pflanzenart	Phänophase der Blüte	Blattausdauer	Zeitpunkt der Blüte
Anemone nemorosa	2	frühlingsgrün	während Blattaustrieb
Mercurialis perennis	2	sommergrün	während Blattaustrieb
Dentaria bulbifera	4	vorsommergrün	nach Blattaustrieb
Paris quadrifolia	4	vorsommergrün	nach Blattaustrieb
Polygonatum verticillatum	5 (1994: 6)	sommergrün	nach Blattaustrieb
Aegopodium podagraria	7 (1994: 6)	sommergrün	nach Blattaustrieb

Für die Ermittlung der Phänophasen wurde in einwöchigem Abstand bei verschiedenen auf den Untersuchungsflächen vorkommenden Pflanzenarten die phänologische Entwicklung aufgenommen. Durch den Bezug der Meßwerte auf die Phänophase – und nicht auf das Meßdatum – konnte die zeitlich versetzte Entwicklung der Pflanzenarten auf den beiden Flächen direkt verglichen werden.

Für die morphologischen Untersuchungen wurden mindestens drei, in der Regel 5 – 10 Rhizome einer Art in 14-tägigem Abstand auf den Untersuchungsflächen ausgegraben, wobei jedesmal Rhizome desselben Klones gewählt wurden. Nur bei *Paris quadrifolia* und *Polygonatum verticillatum* mußten wegen der geringen Klon-Größen Rhizome verschiedener Klone ausgegraben werden.

Bei den Rhizomen wurden Jahreszuwächse und Verzweigungswinkel vermessen. Bei Arten, deren Jahreszuwachs in einem aufwärts gebogenen Luftsproß endet, wurde bis zum Scheitelpunkt der Biegung gemessen (*Mercurialis perennis*, *Paris quadrifolia*, *Polygonatum verticillatum*). Sobald ein möglicher Ansatzpunkt des nächstjährigen Zuwachses erkennbar war, wurde dieser als Bezugspunkt genommen. Der mittlere Zuwachs wurde an jedem Meßdatum aus den Zuwächsen aller vermessenen Rhizome errechnet.

Bei der Messung der Verzweigungswinkel wurden die Rhizome so orientiert, daß der Rhizomabschnitt, an dem die Verzweigung ansaß, in die 0°-Richtung wies. Auch hier wurden Biegungen der Rhizome nicht berücksichtigt, durch die alle untersuchten Arten ihre Wachstumsrichtung unabhängig von Verzweigungen ändern können. Die dadurch verursachten Abweichungen von der alten Wachstumsrichtung wurden nicht vermessen.

Als Verzweigungshäufigkeit wurde die Zahl der Verzweigungen pro Jahreszuwachs definiert und als Anzahl der Verzweigungen eines Rhizoms bekannten Alters gemessen.

Ergebnisse

Anemone nemorosa: Die Rhizome wuchsen im Durchschnitt 1,7 cm jährlich und verzweigten sich alle 3 Jahre einmal mit einem Winkel zwischen 30° und 90°. Ihr Wachstum begann 1994 in Phänophase 1 und endete in Phänophase 6. Die oberirdische Entwicklung begann schon 14 Tage früher, ebenfalls in Phänophase 1, die Blattentfaltung war in Phänophase 2 abgeschlossen und die Vergilbung der Blätter dauerte von den Phänophasen 4-6.

Mercurialis perennis: Die Zuwachslängen der Rhizome betrugen zwischen 9 und 14 cm, wobei jedes Jahr Verzweigungen gebildet wurden. Deren Winkel betrug 30° oder 60°. Das Rhizomwachstum begann in Phänophase 6, das Wachstumsende konnte nicht festgestellt werden. Oberirdisch begann das Wachstum bereits am Ende von Phänophase 11, und bis zur Phänophase 3 waren die Pflanzen voll entwickelt. Die Vergilbung begann bereits in Phänophase 8 und dauerte bis zum Beginn der ersten stärkeren Fröste in Phänophase 11.

Dentaria bulbifera: Bei dieser Art wuchsen die Rhizome durchschnittlich 3,8 cm jährlich und bildeten jedes Jahr 1-3 Seitenrhizome mit Winkeln um 60°. Das Wachstum der Rhizome begann in Phänophase 2 und endete in Phänophase 6, während die oberirdische Entwicklung schon in Phänophase 1 begann. In Phänophase 4 waren die Blätter voll entfaltet und schon in

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Phänophase 5 begann die Vergilbung, die im Verschwinden der Pflanzen in Phänophase 6 endete.

Paris quadrifolia: Die Rhizome wuchsen jährlich 5,8 cm und bildeten durchschnittlich alle 12 Jahre Seitenrhizome unter einem Winkel von 60°-90°. Das Rhizomwachstum begann bereits in Phänophase 1 und dauerte bis in Phänophase 8. Die oberirdische Entwicklung begann erst in Phänophase 2, in Phänophase 4 waren die Pflanzen voll entwickelt und vergilbten in den Phänophasen 6-10.

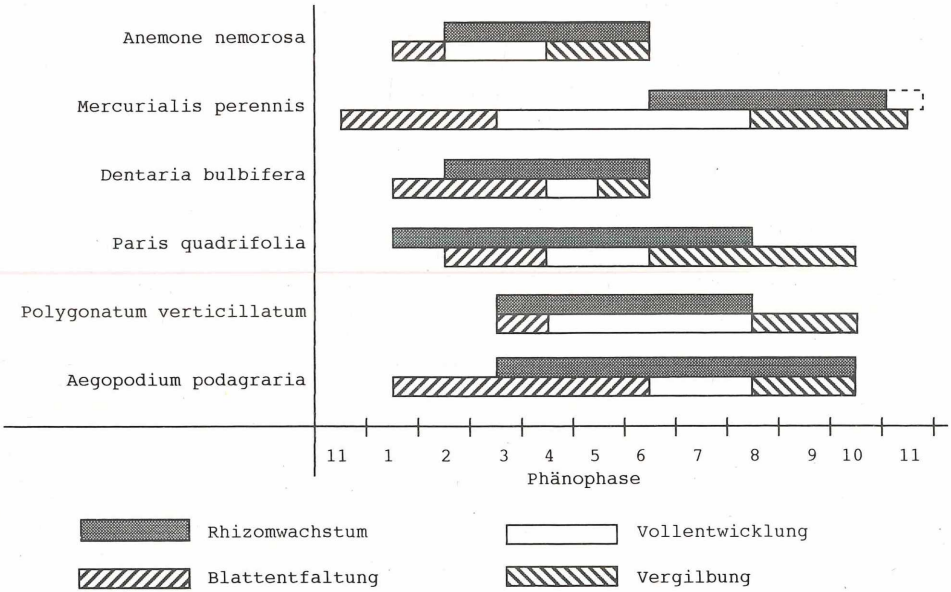
Polygonatum verticillatum: Die Rhizome wuchsen durchschnittlich 2,5 cm und verzweigten sich alle 13 Jahre mit einem Winkel von 90°. Das Rhizomwachstum begann in Phänophase 3 und endete in Phänophase 8. Die oberirdische Entwicklung begann ebenfalls in Phänophase 3. Voll entwickelt waren die Pflanzen in Phänophase 4, die Vergilbung dauerte von Phänophase 8 bis zu Phänophase 10.

Aegopodium podagraria: Hier erreichten die Rhizome Zuwachslängen zwischen 2 und 30 cm. Sie bildeten jährlich bis zu 4 Seitenrhizome, die mit Winkeln zwischen 0° und 20° abzweigten. Die Blattentwicklung begann in Phänophase 1 und war in Phänophase 6 abgeschlossen. Am Ende von Phänophase 8 begann die Vergilbung, und in Phänophase 11 waren die Pflanzen abgestorben.

Anhand der Rhizommorphologie (Zuwachslänge, Verzweigungswinkel- und Häufigkeit), der Variabilität der Rhizommorphologie sowie der vermuteten Integration und Produktivität konnten die Wachstumsstrategien (STÖCKLIN 1992) der sechs untersuchten Arten festgestellt werden: *Anemone nemorosa* und *Mercurialis perennis* folgen der Dominanz-Strategie, *Dentaria bulbifera*, *Paris quadrifolia* und *Polygonatum verticillatum* folgen der Pragmatischen Strategie und *Aegopodium podagraria* folgt der Explorations-Strategie.

Eine Übersicht über die Ergebnisse gibt Abb. 1.

Abbildung 1: Rhizomwachstum und phänologische Entwicklung der untersuchten Pflanzenarten. Das Rhizomwachstum beginnt in der Regel während der Entfaltung der Blätter. Nur bei *Paris quadrifolia* und bei *Polygonatum verticillatum* beginnt es schon vorher. Bei diesen beiden Arten muß der neue Zuwachs aus den Reservestoffen der Rhizome aufgebaut werden, bei den anderen Arten wird er aus der Photosynthese aufgebaut.



©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Diskussion

Bei fünf untersuchten Pflanzenarten beginnt das Rhizomwachstum während des Blattaustriebs, nur beim Bingelkraut beginnt es nach dem Abschluß der generativen Entwicklung. Diese ist bei *Mercurialis perennis* erst 6 Wochen nach der Sproßentwicklung abgeschlossen.

Bei *Paris quadrifolia* und *Polygonatum verticillatum* fangen Sprosse und Rhizome gleichzeitig zu wachsen an, was möglicherweise typisch für diesen Verwandtschaftskreis ist: Beide Arten gehören zu den Monokotylen. Beobachtungen an anderen Arten dieser Gruppe fehlen. Die anderen drei Arten (*Anemone nemorosa, Dentaria bulbifera, Aegopodium podagraria*) beginnen mit dem Rhizomwachstum erst, wenn die Blätter teilweise entwickelt sind.

Es kann also festgestellt werden, daß das Rhizomwachstum nicht nach der Blütezeit beginnt, wie PLASILOVÁ (1970) meinte, sondern zumindest bei fünf der sechs untersuchten Arten schon vorher. Allerdings hat sie die Pflanzen nur alle vier Wochen untersucht und nicht zwischen Wurzeln und Rhizomen unterschieden, wodurch die Angaben ungenau werden. Das Rhizomwachstum beginnt, wenn die Blätter zur Assimilation fähig sind. Nur bei den Monokotylen scheinen die neuen Rhizome aus den Reservestoffen aufgebaut zu werden, bei den anderen Arten werden diese Stoffe zur Bildung der Blätter und Sprosse benötigt.

Klonales Wachstum, wie es die untersuchten Pflanzenarten aufweisen, hat starke Auswirkungen auf den Lebenszyklus (COOK 1985, WATKINSON & WHITE 1985, SACKVILLE HAMILTON et al. 1987, SCHMID 1990). Klonale Pflanzen sind potentiell unsterblich, da Seneszenz nur bei einzelnen Ramets auftritt (WATKINSON & WHITE 1985). Daher kann die Rate der sexuellen Vermehrung gering sein, weil die gelegentliche Etablierung neuer Genets aus Samen ausreicht, die genetische Vielfalt zu gewährleisten (BIERZYCHUDEK 1982, SCHMID 1990). So liegt der Anteil blühender Ramets bei klonalen Pflanzen z.T. weit unter 25 % (BIERZYCHUDEK 1982). Ähnliche Werte wurden auch hier gemessen (K. Meyer, unveröffentlichte Daten). Je nach Umwelt sind verschiedene Wuchsstrategien erforderlich, die bei stabilen Bedingungen alle auf starke vegetative Vermehrung, d.h. Ramet-Bildung, selektiert werden. Bei einer sehr unberechenbaren Umwelt wird eine stärkere generative Vermehrung bevorzugt (SACKVILLE HAMILTON et al. 1987).

Drei verschiedene Wachstumsstrategien (STÖCKLIN 1992) wurden bei den sieben untersuchten Arten festgestellt. Zwei Pflanzenarten folgen der Dominanz-Strategie, drei der Pragmatischen Strategie, und eine Art folgt der Explorations-Strategie. Im Gegensatz zum Rhizomwachstums kann bei den Wachstumsstrategien ein Zusammenhang mit den Phänophasen der Blütezeit festgestellt werden, wenn auch der Standort der Arten als überlagernder Faktor hinzukommt.

Die der Dominanz-Strategie folgenden Arten sind *Anemone nemorosa* und *Mercurialis perennis.* Beide blühen schon sehr früh zu einem Zeitpunkt, da das Kronendach des Waldes noch nicht geschlossen ist und deshalb viel Licht verfügbar ist. Dieses monopolisieren beide Arten, was an der Ausbildung geschlossener Laubteppiche erkennbar ist, um ausreichend assimilieren zu können. Weil dadurch eine hohe Photosyntheseleistung erzielt wird, kann *Anemone* große Mengen an Stärke bilden. Durch die starke Integration werden Ramets unterstützt, die unter lokal schlechteren Umweltbedingungen wachsen und daher auf die Versorgung durch andere Ramets angewiesen sind, um optimal photosynthetisieren zu können. Wenn die Bodenbedingungen nicht kleinräumig wechselten (LECHOWICZ & BELL 1991), wäre eine Integration des Klones sogar nachteilhaft: WIJENSINGHE & HANDEL (1994) haben nachgewiesen, daß nur bei heterogener Umwelt die Gewinne einer Integration ihre Kosten übersteigen. Zu den Kosten gehören z.B. schlechteres Wachstum gut versorgter Ramets, die schwächere unterstützen, oder Atmungsverluste durch Aufrechterhaltung der Verbindungen zwischen den Ramets (PITELKA & ASHMUN 1985, CARACO & KELLY 1991).

Der Explorations-Strategie folgt *Aegopodium podagraria.* Es ist keine typische Waldart, sondern kommt auch an Waldrändern und in Wiesen vor. Diese Habitate sind sehr viel fleckenhafter in ihrer Ressourcenverteilung als Wälder, woran sich der Giersch angepaßt hat. Ein Explorations-Stratege kann durch kurze Rhizome lokal günstige Stellen ausbeuten und dort auch dominant werden, während ungünstige Stellen durch lange Rhizome überwunden werden

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

(BELL & TOMLINSON 1980, STÖCKLIN 1992). Durch die kleinen Verzweigungswinkel ist eine hohe Ausbreitungsfähigkeit gegeben (BELL & TOMLINSON 1980). Das Guerilla-Wachstumsmuster ist durch akropetalen Transport gekennzeichnet, daher können die gut wachsenden Mutterrhizome ihre langen Tochterrhizome solange unterstützen, bis diese an günstigen Stellen gewurzelt haben (SLADE & HUTCHINGS 1987a, WIJENSINGHE & HANDEL 1994). Da die Konkurrenzkraft anderer Pflanzen den Tochterramets unbekannt ist, verwenden sie im Frühjahr die gesamte gespeicherte Stärke zur Ausbildung von Blattmasse, um nötigenfalls die Konkurrenz überwachsen zu können. Gelingt das nicht, ist die Unterstützung durch ältere Ramets zur Ausbildung neuer Rhizome notwendig. *Aegopodium* speichert daher keine großen Stärkemengen.

Arten mit Pragmatischer Strategie (*Dentaria bulbifera*, *Paris quadrifolia*, *Polygonatum verticillatum*) sind typischerweise nicht bestandsbildend (STÖCKLIN 1992). Das schließt nicht aus, daß sie lokal in kleinen Flecken vorkommen, wie es auch zu beobachten ist. Je nach Umweltbedingungen kann das Phalanx- oder Guerilla-Muster bevorzugt werden (SLADE & HUTCHINGS 1987b), was zu dem fleckenhaften oder zerstreuten Wuchs führt. Alle drei Arten sind typische Waldbewohner, die erst bei voller Belaubung der Bäume blühen (DIERSCHKE 1982). Zu diesem Zeitpunkt ist die Lichtintensität viel geringer als zur Blütezeit von *Anemone* und *Mercurialis*. Dadurch ist die Produktivität anscheinend zu gering, um flächendeckend nach dem Phalanx-Muster wachsen zu können. Andererseits gibt es in Wäldern nicht genügend offene Stellen für ein opportunistisches Wachstum nach dem Guerilla-Muster, so daß Zwischenformen selektiert worden sind: weder reines Phalanx- noch reines Guerilla-Muster.

Literatur

BELL, A.D. (1974): Rhizome organisation in relation to vegetative spread in Medeola virginiana. – J. Arnold Arbor. 55: 458–468. Cambridge, Mass.

–, TOMLINSON, P.B. (1980): Adaptive architecture in rhizomatous plants. – Bot. J. Linn. Soc. 80: 125–160. London.

BENECKE, P., BEESE, F., MAYER, R., MEIWES,R., PLOEG, R. v. d. (1981): Bodenkarte einer Bodengesellschaft auf Unterem Muschelkalk. – Arbeitsber. 1981/82 SFB 135 „Ökosyteme auf Kalkgestein": 306. Göttingen.

BIERZYCHUDEK, P. (1982): Life histories and demography of shade-tolerant temperate forest herbs: A review. – New Phytol. 90: 757–776. London.

CAIN, M.L., COOK, R.E. (1988): Growth in Medeola virginiana clones. II. Stochastic simulation of vegetative spread. – Amer. J. Bot. 75: 732–738. Lancaster, Penns.

CARACO, T., KELLY, C.K. (1991): On the adaptive value of physiological integration in clonal plants. Ecology 72: 81–93. New York.

COOK, R.E. (1983): Clonal plant populations. – Amer. Sci. 71: 244–253. Burlington, Verm.

DEPPE, A., Troe, H. (1956): Der Göttinger Wald und seine Umgebung. – Göttingen 1956: 160 S.

DIERSCHKE, H. (1982): Pflanzensoziologische und ökologische Untersuchungen in Wäldern Süd-Niedersachsens. I. Phänologischer Jahresrhythmus sommergrüner Laubwälder. – Tuexenia 2: 173–194. Göttingen.

– (1983): symphänologische Artengruppen sommergrüner Laubwälder und verwandter Gesellschaften Mitteleuropas. – Verh. Ges. Ökol. 11: 71–87. The Hague.

FORD, H. (1987): Investigating the ecological and evolutionary significance of plant growth forms using stochastic simulation. – Ann. Bot. 59: 487–494. London.

HARPER, J.L. (1977): Population biology of plants. – London 1977: 892 S.

IRMISCH, T. (1850): Ueber die Dauer einiger Gewächse der deutschen Flora.-Bot. Zeitung. 8: 128–129. Berlin.

LECHOWICZ, M.J., BELL, G. (1991): The ecology and genetic fitness in forest plants. II. Microspatial heterogeneity of the edaphic environment. – J. Ecol. 79: 687–696. London.

LOVETT DOUST, L. (1981): Population dynamics and local specialization in a clonal perennial (Ranunculus repens). I. The dynamics of ramets in contrasting habitats. – J. Ecol. 69: 743–755. London.

–, LOVETT DOUST, J. (1982): The battle strategies of plants. – New Sci. 8/1982: 81–84. London.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

NAGEL, U., WUNDERLICH, H.-G. (1976): Geologische Blockbild der Umgebung von Göttingen. – Druckhaus Göttinger Tageblatt, Göttingen 1976: 50 S.
PITELKA, L.F., ASHMUN, J.W. (1985): Physiology and integration of ramets in clonal plants. – In: JACKSON, J.B.C., BUSS, L.W., COOK, R.E. (Edit.): Population biology and evolution of clonal organisms. New Haven 1985: 399–435.
PLASILOVÁ, J. (1970): A study of the root systems and root ecology of perennial herbs in the undergrowth of deciduous forests. – Preslia 42: 136–152. Prag.
RAUNKIAER, C. (1895–1899): De Danske Blomsterplanters: Naturhistorie. I. – Bind: Enkimbladede. Kopenhagen 1895–1899: 724 S.
– (1905): Types Biologiques pour la Géographie Botanique. – Overs. Kongel. Danske Vidensk. Selsk. Forh. 5: 347–437. Kopenhagen.
RIMBACH, A. (1896): Ueber die Tieflage unterirdisch ausdauernder Pflanzen. – Ber. Deutsch. Bot. Ges. 14: 164–168. Berlin.
– (1899): Das Tiefenwachstum der Rhizome. – Beitr. Wiss. Bot. 3: 177–204. Stuttgart.
SACKVILLE HAMILTON, N.R., SCHMID, B. HARPER, J.L. (1987): Life-history concepts and the population biology of clonal organisms. – Proc. Roy. Soc. London, Series B, Biol. Sci. 232: 35–57. London.
SCHMID, B. (1990): Some ecological and evolutionary consequences of modular organization and clonal growth in plants. – Evol. Trends Pl. 4: 25–34. Zürich.
SCHNELLE, F. (1955): Pflanzen-Phänologie. – Leipzig 1955: 299 S.
SCHROEDER, H. (1921): Untersuchungen an Geophilen. I. Über Paris quadrifolius L. – Ber. Deutsch. Bot. Ges. 39: 88–93. Berlin.
SCHUMANN, K. (1893): Spross- und Blüthenentwicklung von Paris und Trillium. – Ber. Deutsch. Bot. Ges. 11: 153–175. Berlin.
SCHWARZ, M. (1923): Ueber Regeneration und Verzweigung der Rhizome einiger Asparagoideen, insbesondere von Paris quadrifolius. – Bot. Arch. 4: 154–180. Berlin.
SLADE, A.J., HUTCHINGS, M.J. (1987a): The effects of nutrient availability on foraging in the clonal herb Glechoma hederacea. – J. Ecol. 75: 95–112. London.
– (1987b): Clonal integration and plasticity in foraging behaviour in Glechoma hederacea. – J. Ecol. 75: 1023–1036. London.
STÖCKLIN, J. (1992): Umwelt, Morphologie und Wachstumsmuster klonaler Pflanzen – eine Übersicht. – Bot. Helv. 102: 3–21. Basel.
TROLL, W. (1937): Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Bd. 1.1. – Berlin.
WARMING, E. (1918): Om jordudløbere. – Kongel. Danske Vidensk. Selsk., Naturvidensk. Mathem. Afh., 8. Række 2: 295–378. Kopenhagen.
WATKINSON, A.R.,WHITE, J. (1986): Some life-history consequences of modular construction in plants. – Phil. Trans., Ser. B. 313: 31–51. London.
WIJENSINGHE, D.K., HANDEL, S.N. (1994): Advantages of clonal growth in heterogeneous habitats: An experiment with Potentilla simplex. – J. Ecol. 82: 495–502. London.

Karsten Meyer
Insitut für Spezielle Botanik
Johannes Gutenberg-Universität
D-55099 Mainz

Dr. Frank H. Hellwig
Institut für spezielle Botanik
Friedrich-Schiller-Universität Jena
Philosophenweg 16
D-07743 Jena

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Tuexenia - Mitteilungen der Floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft

Jahr/Year: 1996

Band/Volume: NS_16

Autor(en)/Author(s): Meyer Karsten, Hellwig Frank H.

Artikel/Article: Untersuchungen zur Rhizommorphologie und Wachstumsstrategie von Geophyten des Göttinger Waldes 65-71